LES LARVES LEPTOCÉPHALES, CES MÉCONNUES

par

Raymonde LECOMTE-FINIGER, Caroline MAUNIER & Mehdi KHAFIF (1)

RÉSUMÉ. - Le bilan des connaissances acquises sur la morphologie, l'anatomie, la croissance et la métamorphose de la larve leptocéphale est dressé par les auteurs. L'une des principales caractéristiques de ces larves est la présence d'une matrice acellulaire gélatineuse. Une réserve énergétique importante est incluse dans ces tissus sous forme de glycosaminoglycanes. Celle-ci est principalement utilisée lors de la métamorphose qui va transformer radicalement la larve leptocéphale en un individu morphologiquement très différent. Chez les Anguilliformes, le leptocéphale en forme de feuille se transforme en civelle cylindrique. La phase larvaire leptocéphale, d'une assez longue durée par rapport à la phase larvaire des autres poissons, facilite leur dispersion. Leur signification évolutive est abordée.

ABSTRACT. - Leptocephali, these unappreciated larvae.

The authors present a review of the actual state of knowledge on leptocephalus larvae: morphology, anatomy, growth, metamorphosis. One of the most interesting characters is the presence of glycosaminoglycans (GAGs) stored in a gelatinous matrix in the body and used during the non-trophic phase of the metamorphosis. During the metamorphosis, body shape and internal organs are rapidly transformed.

The leptocephalus larva is one of the most distinctive characters of anguilliform fishes. It presents a willow-leaf shape. The size of larvae is variable among the species, ranging from 50 to 100 mm. Morphological characters are restricted to the total myomeres, anus position, body depth ratio, dorsal fin position, eye and gut as a simple straight tubular structure. They are difficult to identify.

The gut is poorly differentiated. Their diet is poorly known and two main hypothesis are discussed. The nutrition is ensured through epidermal uptake of dissolved organic matter. Recent studies of the gut content, suggested that larvae feed on detritical materials as larvacean houses and fecal pellets. They possess a high level of carbohydrates (GAGs) and lipids stored in a gelatinous matrix. They present a high water content (90%) that contributes to their buoyancy and a very low metabolic rate. Ionic composition is close to the equilibrium with sea water. They present a long larval stage. When they reach the metamorphosis size they change into glass eel. Growth stops and body length decreases. They stop feeding. Shrinkage is related to the breakdown of GAGs in the gelatinous matrix. Internal tissues and organs are completed during the metamorphosis (muscle, digest tract, ossification,…). Retina changes in rods and cones. All these changes suggest a behavioral change from pelagic to benthic ecology. Artificial rearing and development of larvae had been for a long time unsuccessful, because the diet was not identified. Recently, larvae were fed on shark-egg powder for more than 200 days.

The biological significance of this leptocephale stage followed by the metamorphosis reflects an extreme adaptation that ensures dispersal of the individuals.

Key words. - Anguilliformes - Leptocephali - Morphology - Anatomy - Growth - Metamorphosis.

Un des premiers leptocéphales décrit fut celui du congre, *Leptocephalus Morrisii* (Morris, 1763 *in* Gill, 1864). Puis les premières observations de métamorphose de leptocéphales datent de la fin du XIX[e] siècle : Gill (1864) établit le premier la relation entre *Leptocephalus Morrisii* et *Conger vulgaris*. Puis Delage (1886) confirme cette observation. Enfin Grassi (1896) et Grassi et Calandruccio (1897) observent la métamorphose d'un autre type de larve leptocéphale, appelée *Leptocephalus brevirostris* par Kaup en 1856. C'était la larve de l'anguille. Il avait donc fallu attendre quarante ans pour établir un lien avec *Anguilla*. Cette découverte fut d'une portée considérable et si excitante qu'elle entraîna l'océanographe Johannes Schmidt à la recherche de l'aire de ponte des anguilles européennes. En effet, en 1905, à bord du Thor, au large des îles Féroé, Schmidt captura, pour la première fois en Atlantique, un leptocéphale. La résolution du "eel problem" fut déclenchée. Pour le Danemark, c'était devenu une "affaire nationale". Schmidt sillonna l'Atlantique entre 1900 et 1922 jusqu'à la découverte de l'aire de ponte des anguilles dans la mer des Sargasses (Schmidt, 1922). L'histoire des leptocéphales débutait donc en cette fin du XIX[e] et début du XX[e] siècle.

Après quelques rappels systématiques, seront abordés la morphologie, l'anatomie des larves leptocéphales, leur croissance et leur métamorphose. Enfin, leur place dans la phylogénie et l'intérêt d'une telle larve seront discutés.

DÉFINITIONS

Les élopomorphes représentent un super-ordre chez les téléostéens (Greenwood *et al.*, 1966). Les jeunes élopomorphes sont désignés sous le terme de "larve leptocéphale" ou plus simplement "leptocéphale". Ils portent ce nom depuis

(1) Laboratoire d'Ichtyoécologie tropicale et méditerranéenne, UMR 8046 CNRS-EPHE, Université de Perpignan, 52 avenue Paul Alduy, 66860 Perpignan cedex, FRANCE. [lecomte@univ-perp.fr]

leur éclosion jusqu'à leur métamorphose. Le mot "leptocéphale" vient du grec *lepto* qui signifie mince et *céphale*, tête. C'est une forme en voie de développement adaptée à des conditions de vie différentes de celles de l'adulte. On dit que le leptocéphale s'est métamorphosé lorsque ses caractères morphologiques et ses organes larvaires sont modifiés. Cette transformation est tout à fait particulière chez le leptocéphale par rapport à d'autres larves de poissons. Les différences morphologiques entre la larve et l'adulte sont telles que certaines espèces n'ont pas encore d'adultes reconnus. De plus, à cette dissemblance s'ajoute le fait que certaines espèces à habitat benthique voire même cryptique ne sont jamais capturées. La correspondance n'a pu être réalisée que dans un certain nombre de cas, soit directement en observant le déroulement de la métamorphose en aquarium (Grassi et Calandruccio, 1897), soit indirectement par comparaison des caractères morpho-anatomiques présents à la fois chez les larves et les adultes (Castle, 1969).

La larve leptocéphale caractérise tous les élopomorphes, c'est-à-dire les anguilliformes, les albuliformes, les élopiformes et les notacanthiformes (Greenwood *et al*., 1966). Les élopomorphes comprennent plus de 700 espèces et la plupart des informations biologiques ont été obtenues chez les élopiformes et les anguilliformes. Peu de connaissances concernant les notacanthiformes sont disponibles (Smith, 1979 ; Merrett, 1981). Par rapport aux autres larves de poissons les leptocéphales sont difficiles à étudier pour deux raisons :

- les captures de larves leptocéphales se réalisent loin des côtes, en plein océan. Leur pêche est délicate car ces larves sont fragiles et il est très difficile de les conserver vivantes en aquarium. On ne dispose que d'un laps de temps relativement court après la pêche pour les observer. La plus grande partie des observations a donc été réalisée à partir d'individus morts et conservés ;

- la reproduction artificielle et l'élevage n'ont pu être réalisés qu'expérimentalement et surtout sans qu'il ait été possible de fermer le cycle vital. Il demeure donc nécessaire de s'approvisionner en larves dans le milieu naturel. Ouvrons une parenthèse sur l'élevage et ses difficultés de mise en œuvre : à ce jour, la reproduction artificielle du genre *Anguilla* demeure encore expérimentale car de nombreuses difficultés sont rencontrées. Si la maturation des gonades et la fécondation artificielle des œufs sont relativement simples à réaliser, les larves leptocéphales obtenues ne survivent que quelques jours, jusqu'à la résorption complète des réserves vitellines. Yamamoto et Yamauchi (1974) sont les premiers à avoir réussi le maintien en stabulation pendant 14 jours de larves d'*Anguilla japonica*. Prokhorchick (1986), puis Lokman et Young (2000), élevèrent seulement quelques jours des larves d'autres espèces d'anguille (respectivement *Anguilla anguilla, A. dieffenbacchi* et *A. australis*). La méconnaissance du régime alimentaire des larves, l'une des grandes interrogations, entraîne l'échec de ces tentatives d'élevage. Cependant, une équipe japonaise (Tanaka *et al*., 2001) a récemment réussi à élever des larves sur une durée de plus de 210 jours. Leur succès vient de l'utilisation d'une nourriture à base de poudre d'œufs de requin lyophilisée fort appréciée des larves. Cet exploit ouvre la perspective, à brève échéance, de l'obtention du cycle biologique complet en conditions d'élevage.

La biologie et la physiologie des larves leptocéphales sont surprenantes et demeurent une énigme biologique. Leur mode de vie pélagique, leur alimentation sujette à discussion parce que mal connue et leur métamorphose ne cessent d'intriguer les biologistes. Ces dernières années, l'étude de ces larves en laboratoire a fait l'objet de nombreux travaux, mais il demeure indispensable d'étendre ces recherches (par exemple : l'état physiologique des larves et les signaux internes qui vont déclencher la métamorphose demeurent inconnus) à partir de captures réalisées dans l'océan à la faveur de nouvelles campagnes océanographiques. Le but de ce travail est donc de faire le point sur les connaissances biologiques acquises sur cette forme larvaire.

UNITÉ MORPHO-ANATOMIQUE DE LA LARVE LEPTOCÉPHALE

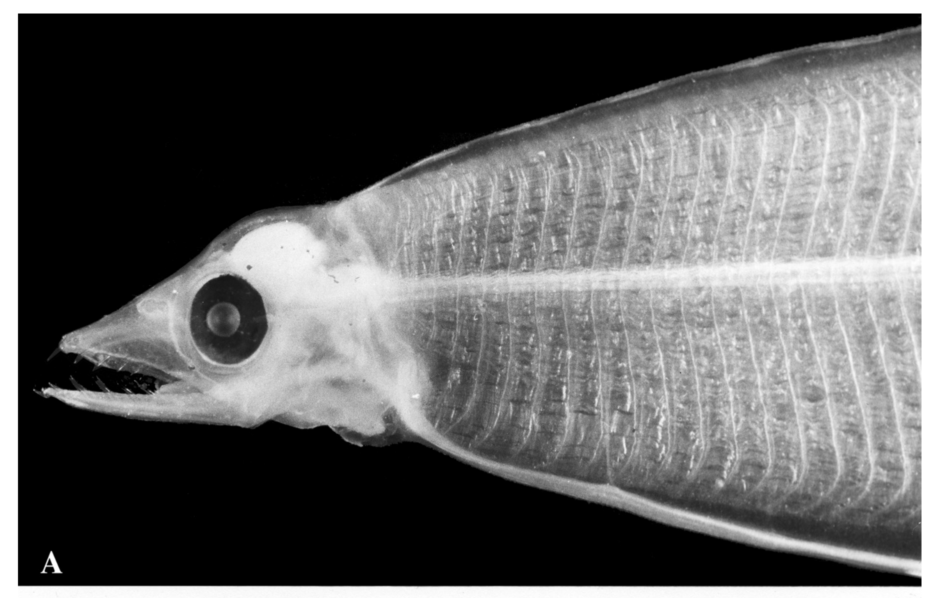
Morphologie

Les larves leptocéphales ont un corps cristallin ou transparent, comprimé latéralement, de forme foliacée. Ce stade larvaire allongé se termine par une pointe arrondie ou effilée. La tête est proportionnellement petite par rapport au reste du corps. La taille des leptocéphales varie d'un groupe à un autre. Les plus grands, très allongés peuvent mesurer jusqu'à 2000 mm (notacanthiformes : Smith, 1989). Les plus petits en forme de feuille bien ronde comme chez certains xenocongridés (Smith, 1979) ne mesurent que quelques millimètres. La taille moyenne la plus commune varie cependant entre 50 et 100 mm. Les nageoires impaires, dorsale, caudale et anale, sont présentes bien que rudimentaires. Les nageoires pelviennes ne sont présentes que chez les élopiformes, les albuliformes et les notacanthiformes. Les nageoires pectorales sont en revanche bien développées chez tous les groupes. Les leptocéphales mènent une vie océanique et pélagique. Les anguilliformes (anguilles, congres, murènes,…) se caractérisent par une petite nageoire caudale arrondie en continuité avec les nageoires dorsale et anale. Il n'y a jamais de pelviennes. Les élopiformes et albuliformes (élopidés, megalopidés et albulidés) ont une large nageoire caudale fourchue. Les petites nageoires dorsale et anale ne sont pas en continuité avec la caudale. Les notacanthiformes sont extrêmement allongés (notacanthi-

dés, holosauridés) et se distinguent par l'absence de véritable nageoire caudale. En effet celle-ci se présente sous la forme d'un long filament. De plus, la dorsale est courte et située très près de la tête. C'est à partir de ces critères morpho-anatomiques que la distinction systématique des diverses larves leptocéphales est rendue possible (Castle, 1969 ; Smith, 1979).

Anatomie

La transparence des larves leptocéphales (Fig. 1A) laisse entrevoir leur anatomie car la peau est fine. Le degré de pigmentation varie selon les espèces. Certaines sont totalement dépourvues de chromatophores. D'autres en présentent quelques-uns le long de leur ligne latérale, dans la zone axiale ou le long du tube digestif. La musculature est formée de myotomes disposés en chevron, en V ou en W selon l'ordre. Les myomères sont très nombreux chez les notacanthiformes (300 ou plus, disposés en V : Smith, 1989) et de l'ordre d'une centaine chez bon nombre de familles (100-120, selon l'espèce chez *Anguilla*). Ce nombre de myomères ainsi que la forme des chevrons sont des caractéristiques conservées après la métamorphose (Jespersen, 1942). Dans la zone axiale, se trouvent la moelle épinière, la chorde et l'artère aorte. Les leptocéphales ne possèdent ni hématies ni hémoglobine. Aussi le cœur et l'appareil circulatoire aux parois très fines et transparentes sont difficilement observables. Les différentes régions de l'encéphale sont reconnaissables (Hulet, 1978). Les lobes olfactifs sont bien développés ainsi que les capsules otiques (Rasquin, 1955). L'organisation structurale des yeux (Pfeiler, 1989 ; Appelbaum et Riehl, 1993) est remarquable et en relation avec le mode de vie pélagique de ces larves. La couche photoréceptrice de la rétine est entièrement constituée de cellules à bâtonnets ou "bâtonnets" riches en chrysopsine (Wood *et al.*, 1992). Les cônes sont absents. Hulet (1978) en déduit que la vision est essentiellement nocturne. Selon Blaxter (1986) la vision est très imprécise et les larves ne peuvent se nourrir activement et uniquement à partir de proies vivantes.



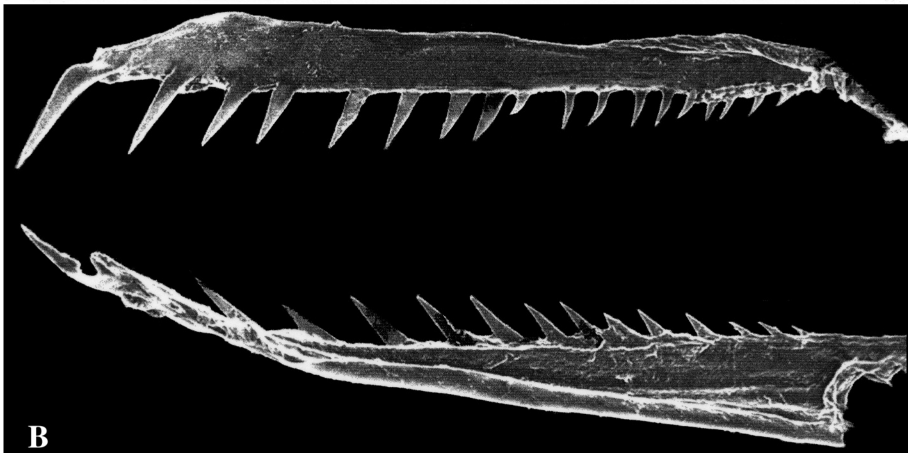


Figure 1. - Larve leptocéphale d'*Anguilla anguilla*. **A** : Région antérieure. La transparence laisse entrevoir l'anatomie (encéphale, corde en position centrale et tube digestif en position ventrale) ; **B** : Détails de la denture : dents longues et pointues. (Photos R. Lecomte-Finiger). *[Anterior part of* Anguilla anguilla *leptocephalus.* ***A****: Anterior region. The anatomy is visible by transparency;* ***B****: Details of the teeth.]*

La denture est typique (Fig. 1B) et comporte généralement des dents longues et pointues, projetées en avant (Appelbaum et Riehl, 1993). La formule dentaire de la larve d'*Anguilla* varie en fonction de la taille. Chez les plus petits leptocéphales, elle est composée d'une à trois dents par demi-mâchoire. Elle atteint 20 dents chez les plus grands. Une fois la métamorphose amorcée, ces dents larvaires régressent (Bertin, 1951). Ce critère permet de classer les leptocéphales d'*Anguilla* en deux groupes selon la classification de Strubberg (1913) : les leptocéphales dentés (stades I et II) et les leptocéphales édentés (stades III et IV). Quand la bouche est fermée, les dents de la mâchoire inférieure viennent se loger entre celles de la mâchoire supérieure (Westerberg, 1989). De plus, ces mâchoires peuvent partiellement se désolidariser, provoquant ainsi une large ouverture buccale qui permettrait, selon cet auteur, l'ingestion de proies de grande taille.

Le tube digestif, généralement rectiligne (Fig. 2A, 2C) s'étire de la bouche à l'anus (Smith, 1979). Mais il peut être festonné, renflé par endroits (Fig. 2B, 2D). Le tube digestif ainsi que ces organes annexes se mettent en place dans les premiers jours qui suivent l'éclosion. Cette évolution a été bien étudiée chez *Anguilla*. À l'éclosion le tube digestif est à peine formé, la bouche est fermée (Prokhorchick, 1986). Les réserves vitellines sont présentes en faible quantité (Fig. 3A). C'est entre un et sept jours après l'éclosion (Kurokawa *et al*., 1995) que le tractus gastro-intestinal se forme et que les organes annexes (pancréas, foie) se mettent en place. À onze jours, la bouche est fonctionnelle ainsi que le tractus gastro-intestinal (Otake, 1996). Ce dernier présente une remarquable continuité de structure (Hulet, 1978). Le tube digestif, après capture des larves, apparaît toujours très transparent, vide de toute nourriture. Cette observation a fait que les sources de nourriture sont restées longtemps énigmatiques. Selon certains auteurs (Hulet, 1978 ; Kracht et Tesch, 1981 ; Moser, 1981) le tube digestif ne serait pas fonctionnel. Selon d'autres, (Westerberg (1989, 1990 ; Mochioka *et al*., 1993 ; Mochioka et Iwamizu, 1996 ; Pfeiler *et al*., 1998), les larves se nourrissent de plancton. C'est Westerberg (1989, 1990) qui émet le premier l'hypothèse d'une consommation d'organismes zooplanctoniques transparents appartenant au plancton gélatineux de grande taille (hydroméduses, siphonophores, scyphoméduses, cténophores, thaliacés et appendiculaires) en relation avec la possibilité d'une large ouverture buccale. Enfin, selon d'autres auteurs (Otake *et al*., 1990, 1993) les larves se nourrissent essentiellement de matières organiques dissoutes ("particulate organic matter" POM et "dissolved organic matter" DOM) et de particules détritiques. Selon ces auteurs les larves ne consommeraient pas de phytoplancton, comme en témoigne la faible quantité de pigments chlorophylliens mesurée dans le tube digestif. De plus le rapport isotopique $^{15}N/^{14}N$ qui est de l'ordre de 11,1‰, est bien plus faible que celui determiné chez les invertébrés et les poissons herbivores. En fait, à partir de ce constat, Pfeiler *et al*., (1998) concluent que, même si les leptocéphales consomment des organismes du zooplancton, ils ne peuvent les assimiler que partiellement. La nourriture serait donc en grande partie à base de matières organiques dissoutes. Cependant la présence de trypsine dans le tube digestif prouve que la digestion, c'est-à-dire la dégradation des particules protéiques ingérées par la bouche, est tout à fait possible (Kruse *et al*., 1996). D'ailleurs ces enzymes sont présents (Otake, 1996) dès les premiers jours après l'ouverture buccale (11 jours après l'éclosion).

Croissance

Tous les leptocéphales se caractérisent par une stratégie de développement qui leur est propre appelée "leptocephalus strategy" (Pfeiler, 1986) différente de celle des autres téléostéens. Cette stratégie consiste en une phase de croissance larvaire longue ou phase de prémétamorphose (phase I) suivie d'une rapide métamorphose (phase II) où la larve rétrécit et perd beaucoup de poids. La première phase dure d'un mois à une année selon les espèces considérées et la seconde de une à quatre semaines. Les larves leptocéphales d'*Anguilla* mesurent au terme de leur croissance de 50 à 80 mm environ selon les espèces. Celles d'*Albula* sp. mesurent 60 à 70 mm. La phase de croissance larvaire, de l'éclosion à la métamorphose, est connue à partir des études réalisées principalement chez *Albula* sp. Elles portent sur la composition ionique et biochimique des larves, leur tolérance à la salinité (Pfeiler, 1981), leur consommation d'oxygène et leur métabolisme général. La composition chimique des larves montre qu'elles sont riches en eau, – et de plus en équilibre osmotique avec l'eau de mer (Pfeiler, 1991) –, en lipides (Padron *et al*., 1996) et en glycosaminoglycanes (GAGs) (Rasquin, 1955 ; Pfeiler, 1997). La richesse en eau du leptocéphale (92% : Pfeiler, 1984a, 1991) se traduit par une densité voisine de celle de l'eau de mer. Un faible effort musculaire suffit à le maintenir entre deux eaux. En fait la flottabilité du leptocéphale dans le liquide ambiant est très élevée. Les lipides totaux représentent 16,2% du poids sec des larves (Padron *et al*., 1996). De plus, bien des larves n'ont que très peu de réserves vitellines. Une des grandes particularités des larves est la présence de GAGs, une variété de sucres, de mucopolysaccharides et d'oligosaccharides. Ils sont constitués d'un acide uronique et d'une hexoamine sulfatée, sont localisés dans le tissu conjonctif et forment des glycoprotéines en se fixant aux protéines (Pfeiler, 1984b). Ils constituent une matrice acellulaire, mucilagineuse et transparente. Ils représentent

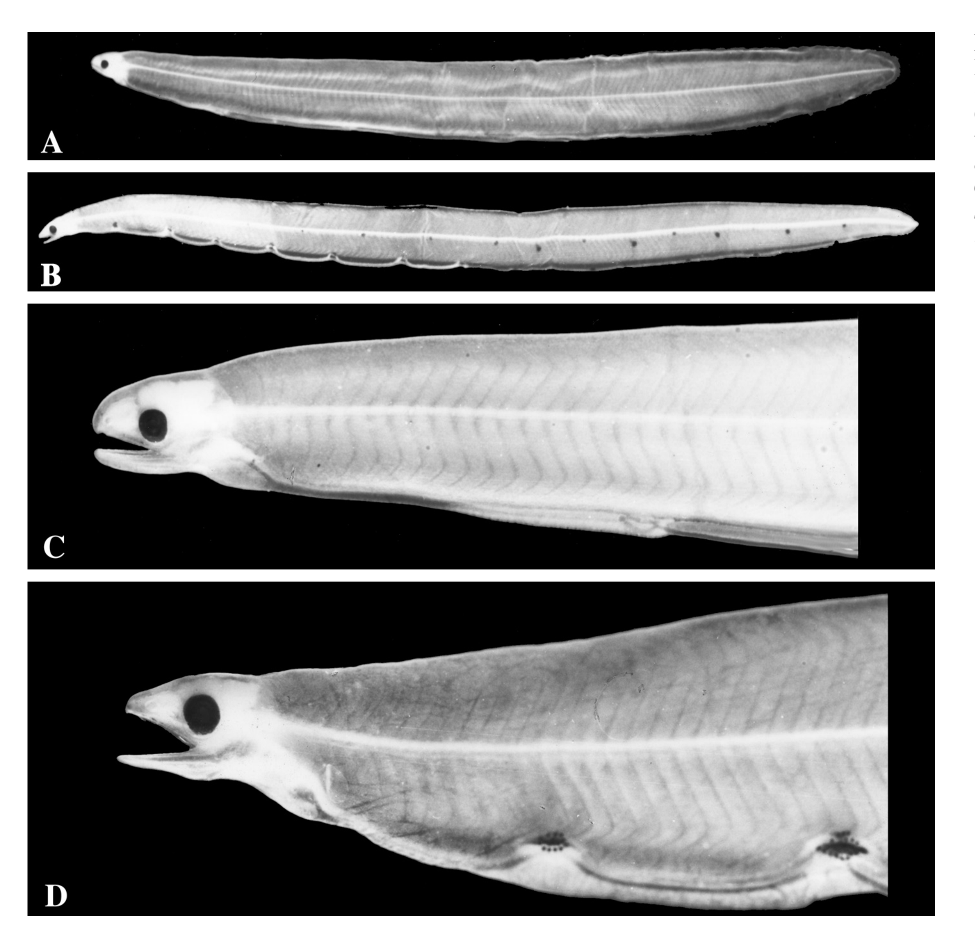


Figure 2. - Aspect du tube digestif de la larve leptocéphale. **A, C** : Muraenidé (Tahiti), tube digestif rectiligne ; **B, D** : Ophichthidé (Tahiti), tube digestif festonné. (Photos : J. Lecomte). *[Aspects of the digest tract of leptocephalus. **A, C**: Muraenid (Tahiti), gut as a simple straight tube; **B, D**: Ophichthid (Tahiti), gut with loops.]*

l'essentiel de la masse corporelle et participent au maintien de la rigidité de la larve, palliant ainsi leur défaut de calcification au niveau de l'axe central ou chorde (Pfeiler, 1991). Ils représentent de 0,01 à 1,56% du poids frais ce qui peut paraître peu mais les GAGs ont la propriété de retenir l'eau. Les GAGs sont différents selon les espèces. Ainsi *Albula* sp. se caractérise par la présence d'hexoamines sulfatées en grande quantité tandis que chez *Ariosoma balearicum*, l'acide hyaluronique domine.

Le rapport ADN/poids sec décroît pendant cette phase larvaire bien que le poids frais augmente, illustrant l'augmentation de la taille des cellules par accumulation de masse acellulaire (Bishop *et al*., 2000). Cette accumulation de réserves (lipides et GAGs) est utilisée essentiellement pendant la croissance. La masse de la larve augmente sans que le métabolisme ne soit altéré. En effet, 60 à 92% sont utilisés pour le métabolisme général, 1 à 21% pour l'excrétion et 4 à 39% pour la croissance (Bishop et Torres, 2001). La larve leptocéphale consomme moins de 50% de l'énergie généralement utilisée par les autres larves de téléostéens. Sa croissance est rapide et le coût énergétique est faible (Pfeiler et Govoni, 1993).

MÉTAMORPHOSE DES LARVES LEPTOCÉPHALES

Transformations morphologiques

La métamorphose (Fig. 3B) des larves leptocéphales va changer radicalement leur forme pour en acquérir une définitive et caractéristique de l'espèce. C'est un processus complexe, concentré sur une période courte, contrôlé par des facteurs internes et ordonnancé par les facteurs environnementaux (Hourdry *et al*., 1995 ; d'Hondt, 1999). Des tissus et des organes propres à l'adulte vont être édifiés tandis que des tissus et des organes larvaires vont disparaître. La métamorphose dure d'une semaine à un mois selon les espèces. *Albula* se transforme en 8-15 jours (Rasquin, 1955) et *Elops* en trois semaines (Smith, 1989). Le genre *Anguilla* se métamorphose en un mois environ (Lecomte-Finiger, 1994) mais Williamson *et al*. (1993) ont décrit une transformation rapide survenue, en un seul jour, en aquarium.

La métamorphose ou phase II de la "leptocephalus strategy" s'accompagne d'un profond changement de forme. De forme rubanée, la larve devient cylindrique. Elle diminue de taille et perd du poids (Rasquin, 1955 ; Pfeiler, 1984a, 1984b). Chez *Albula* sp. la perte de poids est liée à

la perte d'eau qui est de l'ordre de 78%. La taille passe de 62-71 mm à 25 mm soit une réduction de 60 à 70%. Chez *Anguilla* la réduction moyenne de taille est moindre, de l'ordre de 2 à 6,4%. En revanche la perte de poids est importante, de 32 à 64% (Lecomte-Finiger, 1983). Un tel phénomène est rare et tout à fait exceptionnel dans le règne animal. La réduction de la surface corporelle est en revanche impressionnante : un leptocéphale de 65 mm (longueur totale) présente une surface de 11 cm^2 et une civelle de même longueur, 5,5 cm^2 seulement.

En effet, chez l'anguille la larve issue de la métamorphose du leptocéphale porte le nom de civelle (ou pibale). Celle-ci mesure en moyenne 6 cm et pèse entre 0,2 et 0,5 g. D'abord transparente, elle se pigmente progressivement jusqu'à l'extension complète de la pigmentation mélanique sur le corps. Schmidt (1906) décrit les grandes lignes de la métamorphose du genre *Anguilla*. Celles-ci sont complétées par les travaux de Gilson (1908). Enfin, une classification en stades selon le développement pigmentaire fut élaborée par Strubberg (1913). De nombreux auteurs remanièrent cette classification soit en la simplifiant (Boetius, 1976 ; Charlon et Blanc, 1982) soit en y ajoutant un stade (Elie *et al*., 1982). Actuellement la classification de Strubberg (1913) est très utilisée pour définir les stades des civelles indo-pacifiques tandis que celle de Elie *et al*. (1982) s'applique aux deux espèces atlantiques.

Transformations anatomiques

Parallèlement à ces transformations morphologiques s'opèrent des changements anatomiques. Au niveau des yeux, les cônes apparaissent et les pigments rétiniens changent. La chrysopsine est ainsi remplacée par de la rhodopsine associée à de la porphyropsine (Wood *et al*., 1992). Ces changements montrent le passage à un nouveau mode de vie. En effet, de pélagique les larves d'*Anguilla* deviendront benthiques. La vessie natatoire ou vessie gazeuse apparaîtra chez la civelle au terme de sa migration de colonisation des eaux continentales, en fin de pigmentation (Hickman, 1981). Le remplacement des dents larvaires est bien connu (Bauchot, 1959). Les dents larvaires fines et pointues disparaissent au profit de "bourgeons" correspondant aux dents adultes. Cette résorption enrichit l'organisme en ions Ca^{++}. Ce calcium associé au phosphore dont la quantité ne varie pas lors de la métamorphose, est conservé en vue de la calcification du squelette (Pfeiler *et al*., 1998).

La métamorphose est accompagnée d'une période de jeûne prolongée. Le tube digestif est particulièrement remodelé pendant la métamorphose (Monein-Langle, 1985). En effet, le leptocéphale deviendra une civelle carnivore, au régime alimentaire à base de proies benthiques. L'estomac se différencie et la muqueuse intestinale se plisse progressivement. La surface absorbante est ainsi augmentée. L'apparition de glandes gastriques marque une étape importante dans le passage de la larve à la civelle et indique un mécanisme de digestion différent. Toutes ces transformations préparent la larve à son nouvel habitat benthique et à son nouveau régime alimentaire.

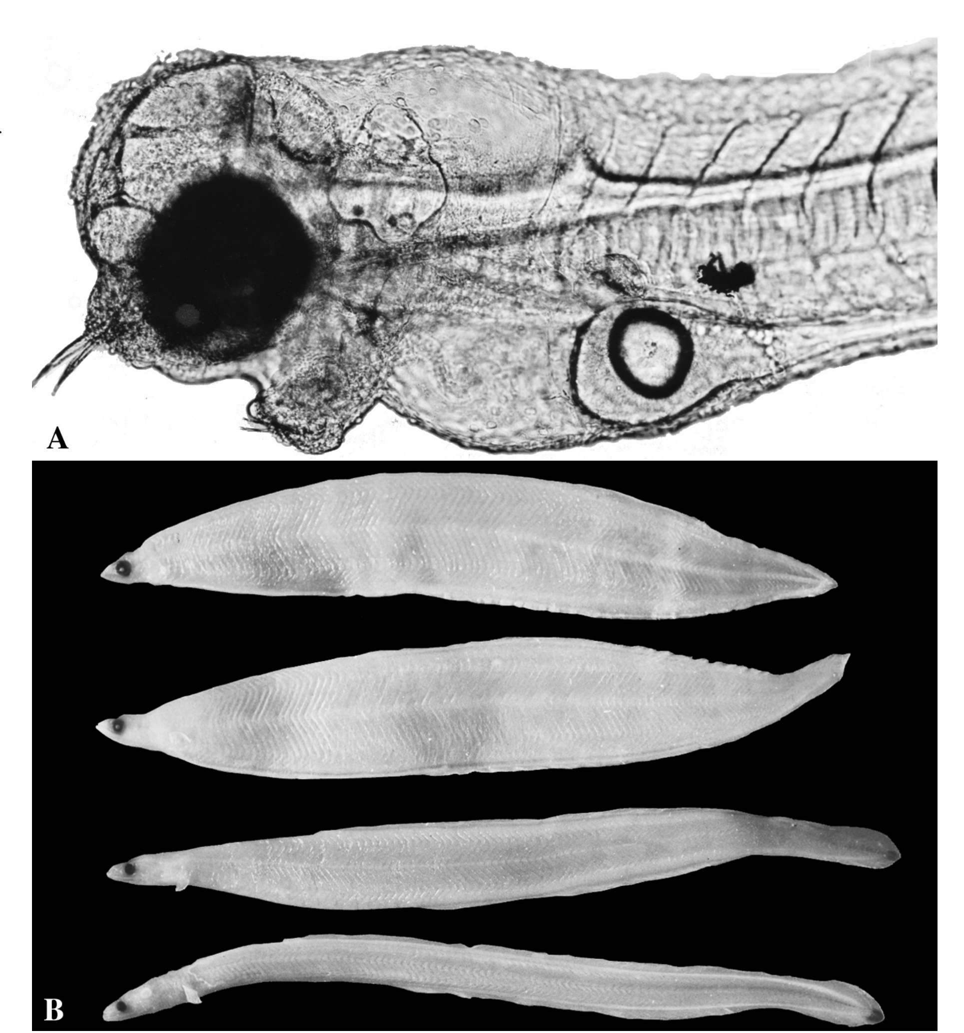
Transformations d'ordre physiologique

Ces modifications morphologiques sont accompagnées de transformations physiologiques qui permettent par exemple une adaptation à des milieux de salinité différente de celle de la vie larvaire (Pfeiler, 1984b). En effet certains leptocéphales (*Albula* sp., *Elops* sp., *Megalops* sp.) supportent de grandes variations de salinité allant de milieux fortement dessalés jusqu'à des lagunes sursalées (Pfeiler, 1981). De même la civelle va coloniser des milieux variés. En raison de son caractère euryhalin, elle colonise tous les milieux aquatiques continentaux : estuaires, lagunes, rivières, marais, lacs,... Cependant, de récents travaux fondés sur le dosage des teneurs en strontium et calcium dans les otolithes ont montré que le passage par une vie continentale en eau douce n'est pas un caractère obligatoire et que certaines populations de civelles d'espèces tempérées s'installent à demeure dans les eaux marines côtières (Tzeng *et al*., 1997 ; Tsukamoto *et al*., 1998 ; Tsukamoto et Arai, 2001). De même, deux espèces tropicales, *Anguilla marmorata* et *Anguilla obscura* vivent dans les lagons d'atolls du Pacifique (Marquet et Galzin, 1991 ; Lecomte-Finiger *et al*., 2001) où la salinité est comparable à celle de l'océan environnant. Il n'en reste pas moins que des grandes quantités de civelles finissent par peupler les eaux continentales. L'amphihalinité est-elle donc obligatoire ? A-t-elle été acquise au cours de l'évolution ? Était-elle présente dès l'apparition des premières formes puis sélectionnée par un petit nombre d'espèces (Tsukamoto *et al*., 2002) ? Ces questions demeurent en partie sans réponse.

Quand plusieurs espèces partagent le même hydrosystème, la répartition des civelles puis des anguilles se fait en fonction du régime hydrique, de la présence d'obstacles naturels ou artificiels, du type de substrats, de la distance du site par rapport à l'océan, de l'altitude,... Ainsi, dans les rivières des îles volcaniques de Polynésie française où trois espèces cohabitent, *Anguilla marmorata* se distribue de l'aval à l'amont et domine en aval des cascades dans des biotopes caractérisés par des faibles pentes, *Anguilla megastoma* se rencontre préférentiellement à l'amont des cascades dans les biotopes à forte pente et *Anguilla obscura* au niveau des eaux stagnantes des estuaires (Marquet et Galzin, 1991). Rappelons que les anguilliformes ont des habitats très variés. Les congres et murènes vivent dans les eaux côtières peu profondes, les némichtyidés et serrivoméridés sont mésopélagiques et les synaphobranchidés sont bathypélagiques.

L'adaptation à des milieux d'eau douce s'accompagne d'une forte activité thyroïdienne liée à un déséquilibre hydrominéral (Francis-Bœuf, 1947). Elle provoque aussi

Figure 3. - Aspects du développement de larves leptocéphales. **A** : Anguilliforme à l'éclosion, LT = 5,8 mm ; **B** : Métamorphose chez *Anguilla anguilla*. (Photos J. Lecomte). *[Development of leptocephalus.* ***A****: At hatching, TL = 5.8 mm;* ***B****: Metamorphosis of* Anguilla anguilla.*]*



une augmentation de la masse spécifique par développement de la masse musculaire par rapport à celle du leptocéphale. Ceci ne présente pas un grand inconvénient car la civelle, douée d'une puissance locomotrice importante même si son poids spécifique est plus élevé, peut se maintenir dans la masse d'eau. Cependant, si la forme de la civelle paraît favorable à une nage rapide et soutenue, sa flottabilité s'en trouve diminuée. La civelle devient de plus en plus benthique. Sa vessie natatoire ou gazeuse se met en place et devient fonctionnelle à l'issue de la métamorphose (Hickman, 1981).

Pendant toute la métamorphose, la larve leptocéphale ne se nourrit pas (Rasquin, 1955) et c'est dans la matrice gélatineuse riche en GAGs et à partir des lipides qu'elle va trouver l'énergie nécessaire à de telles transformations. La matrice gélatineuse va progressivement être remplacée par des muscles et des tissus osseux. 70 à 80% des GAGs, molécules riches et très énergétiques, vont être catabolisés pendant la métamorphose (Pfeiler, 1984b). Comme les GAGs ont la propriété de retenir l'eau, leur dégradation entraîne une perte considérable d'eau et de sels minéraux, NaCl en particulier. À peu près 80% de l'énergie (Pfeiler, 1996) nécessaire à cette étape ontogénétique provient des lipides. Pendant la métamorphose, la composition des lipides change, traduisant leur catabolisme. Une des conséquences de l'utilisation des lipides (triaglycérols, phosphatidyléthanolamines et kératanes sulfates : Padron *et al.*, 1996) est la perte de 35 à 40% de carbone et d'azote (Pfeiler *et al.*, 1998). La phase de jeûne prend fin chez la civelle à un stade pigmentaire (stade VI A3 : Lecomte-Finiger, 1983) correspondant à la réouverture du tractus gastro-intestinal (Monein-Langle, 1985) traduisant une relation étroite entre le développement structural et fonctionnel. Les activités enzymatiques sont principalement localisées au niveau intestinal et fortement soumises aux conditions thermiques du milieu de vie. Une élévation de la température accélère non seulement le développement pigmentaire corporel mais intensifie l'activité enzymatique digestive et anticipe la prise de nourriture. Cette longue phase de métamorphose (un mois environ chez *Anguilla*) apparaît comme sensible et déterminante : toute

modification du milieu (variations de température, de salinité, pollutions,…) est susceptible de perturber les séquences de l'ontogenèse. En particulier, celles qui touchent le tractus gastro-intestinal vont influencer le comportement alimentaire et, par suite, la croissance de l'anguille en milieu continental (Monein-Langle, 1985).

COMPORTEMENT PÉLAGIQUE DES LARVES

Déplacements verticaux

Les larves sont pélagiques et se situent dans la couche d'eau (50-100 m) proche de la surface (Alexander, 1961 ; Tesch, 1980). Cependant certains leptocéphales effectuent des migrations nycthémérales, tels ceux du genre *Anguilla*. Proches de la surface de nuit (Tesch, 1980 ; Kajihara *et al*., 1988 ; Aoyama *et al*., 1999), les larves plongent dès le lever du soleil vers les couches d'eau plus profondes.

Migrations horizontales

Outre ces déplacements verticaux, la plupart des leptocéphales effectue de longues migrations océaniques. La plus spectaculaire est de loin celle de l'espèce *Anguilla anguilla*. La migration transatlantique des leptocéphales démarre dans la mer des Sargasses, lieu de ponte selon Schmidt (1922) pour s'achever au large des côtes européennes après un trajet de 8000 km environ. La durée de cette migration, supposée durer trois ans par Schmidt (1922), est de l'ordre d'une année selon des études récentes fondées sur l'observation des otolithes (Lecomte-Finiger, 1992, 1994). Les leptocéphales sont présumés dériver selon les courants majeurs des océans (Schmidt, 1922 ; Tesch, 1977). Cependant Kracht et Tesch (1981) ont capturé des leptocéphales d'*Anguilla* dans des sites géographiques éloignés de tout courant majeur. La présence des larves ne peut alors s'expliquer par dérive, mais par nage active. En effet, plusieurs auteurs (Kracht et Tesch, 1981 ; Lecomte-Finiger, 1992 ; Williamson *et al*., 1999) s'accordent à penser que les leptocéphales sont capables de se déplacer activement en contrôlant leur profondeur et leur direction. La nage est d'ailleurs assez surprenante. En effet, le leptocéphale d'*Anguilla* observé en aquarium nage en position verticale (Williamson, 1987 ; Williamson *et al*., 1999), la tête dirigée vers le haut, la queue battant régulièrement. En résumé, la distribution des larves leptocéphales d'*Anguilla* dans l'océan est due à une migration horizontale plus ou moins passive, modulée par des déplacements verticaux et nycthéméraux, couplée à une grande variabilité océanique et au hasard. Il en résulte que suffisamment de larves parviennent aux abords du continent pour assurer le recrutement (McCleave, 1993).

SCÉNARIO ÉVOLUTIF DES ANGUILLIFORMES

L'évolution morphologique et physiologique des larves leptocéphales, les bouleversements importants de leur métamorphose, leur longue vie larvaire témoignent de leur originalité.

Ces larves sont les formes de dispersion qui participent à la dissémination et à l'extension de l'aire de répartition géographique. Les distances parcourues par les leptocéphales sont de grande ampleur. Les larves du genre *Anguilla,* et particulièrement celles de l'anguille européenne, parcourent de longues distances transocéaniques (de l'ordre de 8000 km) avant leur métamorphose en civelle à leur arrivée sur le plateau continental. La migration à grande échelle de ces anguilles a dû évoluer à partir de la migration locale (région tropicale à basse latitude) des leptocéphales vers des habitats continentaux de régions tempérées (latitudes plus élevées). C'est aussi par les courants océaniques mondiaux que la spéciation du genre *Anguilla* s'est réalisée (Aoyama, 1998) à partir d'un groupe ancestral du Pacifique Ouest. Rappelons que la famille des Anguillidae ne comprend qu'un seul genre, le genre *Anguilla* Schrank 1798, représenté par 16 espèces selon Ege (1939) et Tesch (1977), par 15 selon Castle et Williamson (1974) et par 14 selon Tsukamoto et Aoyama (1998) et Dijkstra et Jellyman (1999).

La diversité du genre *Anguilla* est maximale dans l'Indo-Pacifique où se rencontre le plus grand nombre d'espèces. La répartition n'est cependant pas uniforme et varie d'ouest en est. Si six espèces sont présentes en Papouasie-Nouvelle-Guinée, une seule se rencontre à Pitcairn et aucune à l'Île de Pâques (Marquet et Galzin, 1992 ; Marquet, 1996). Une telle diversité s'expliquerait par le fait que, selon certains auteurs (Von Ubitsch, 1924 ; Ekman, 1932 ; Manter, 1955), la région indo-malaisienne représenterait l'origine géographique du genre *Anguilla*. Les courants marins auraient favorisé la dispersion du genre à la fois à travers l'océan Pacifique et l'océan Indien. C'est ainsi que dans cette région biogéographique indo-pacifique treize espèces sont répertoriées. Selon Mayr (1970) le Pacifique possède un nombre élevé d'îles représentant un nombre aussi considérable d'écosystèmes. Cette particularité aurait contribué à l'apparition de nouvelles espèces. De multiples sites de ponte auraient favorisé un isolement de reproduction.

L'océan Atlantique se distingue par la présence de seulement deux espèces : l'anguille européenne *Anguilla anguilla* et l'américaine *Anguilla rostrata*. Les aires de ponte situées dans la mer des Sargasses sont très proches, voire même superposées. Dans le cadre de son hypothèse, Schmidt (1922) montre que toutes les anguilles d'Europe, qu'elles soient d'origine atlantique ou méditerranéenne, se reproduisent sur ce site. Cependant, selon Mazzarelli (1914) et Grassi (1914) il existerait une aire de ponte en Méditer-

ranée, dans la mer Tyrrhénienne. Pour Ekman (1932), les anguilles de Méditerranée ne participeraient pas à la reproduction, la Méditerranée fonctionnant comme un “piège à anguilles”. Selon Tücker (1959), toutes les anguilles argentées d’Europe périraient sur les côtes avant de pouvoir se reproduire. Le stock européen ne serait donc entretenu que par celui des anguilles américaines. Ces deux espèces dites “tempérées”, très proches l’une de l’autre, auraient un ancêtre commun. Von Ubitsch (1924) et Ekman (1932) montrent l’existence d’un parallélisme entre la colonisation de l’Atlantique par l’anguille et la théorie de la dérive des continents de Wegener : les anguillidés auraient pris naissance, au cours du Secondaire et du début du Tertiaire, il y a environ 65 millions d’années. C’est dans les dépôts de la Téthys, ancienne mer Méditerranée, en Italie (Monte Bolca) et au Liban que l’on récolte la plupart des fossiles (Blot, 1969, 1978 ; Belouze et Gayet, 1998 ; Belouze, 2002). Des événements géologiques ont provoqué la séparation des populations pacifiques et atlantiques à l’Éocène (-53 à -34 millions d’années). Puis la dérive du continent américain vers l’ouest et celle des continents européen et africain vers l’est, a entraîné la séparation des anguilles de cette partie du monde en deux espèces distinctes. L’anguille américaine est restée proche de son aire de ponte et son voyage transatlantique demeure court. L’anguille européenne a dû s’adapter à un voyage aller et retour de plus en plus long devant le recul progressif vers l’est du continent eurasien. Sa vie larvaire n’a donc cessé de croître au cours du temps.

Tsukamoto et Aoyama (1998) montrent que l’évolution moléculaire du genre *Anguilla* est plus lente que celle qui est connue chez les autres poissons et proposent le schéma évolutif suivant : l’anguille ancestrale apparaît dès l’Éocène (-57 à -36 millions d’années) dans le Pacifique Ouest dans une zone qui serait proche de l’actuelle Bornéo en Indonésie. C’est *Anguilla borneensis* qui serait l’anguille ancestrale la plus ancienne (Tsukamoto *et al.*, 2002). Deux groupes (Indo-Atlantique et Pacifique) s’identifient rapidement pour finalement donner quatre grands groupes d’anguilles. Le premier groupe se disperse vers l’ouest et deviendra l’ancêtre des anguilles atlantiques et d’*Anguilla mossambica* (en Afrique). Le second sera à l’origine d’*Anguilla australis* et *Anguilla dieffenbachi* (en Australie). Le troisième groupe colonisera la partie est du Pacifique. Ce sont *Anguilla japonica, Anguilla reinhardtii, Anguilla bicolor, Anguilla nebulosa, Anguilla interioris*, et *Anguilla marmorata*. Enfin le quatrième donnera les anguilles tropicales *Anguilla megastoma* et *Anguilla celebesensis*. Ce scénario évolutif montre que l’anguille japonaise, longtemps considérée proche des anguilles atlantiques de par sa répartition géographique en zone tempérée et ses modalités de recrutement en civelles, en est en réalité fort éloignée, et que les anguilles atlantiques sont très proches de l’anguille africaine *Anguilla mossambica*.

Si l’hypothèse de Tsukamoto et Aoyama (1998) est généralement admise par la communauté scientifique, Lin *et al.*, (2001) la réfutent. En effet, à partir du séquençage du cytochrome b et du rARN 12S de douze espèces d’anguilles, ces auteurs montrent que le genre *Anguilla* serait apparu dans le Pacifique, dans la zone indo-malaisienne, il y a seulement 20 millions d’années. La larve leptocéphale ne serait pas, pour ces auteurs, le principal mode de dispersion. L’ancêtre des anguilles atlantiques n’aurait pas migré au stade leptocéphale par la Téthys mais au stade adulte anguille argentée par l’Isthme de Panama.

En se fondant sur l’hypothèse de Tsukamoto et Aoyama (1998), Wirth et Bernatchez (2001) montrent que la spéciation du genre *Anguilla* aurait pu se réaliser de façon plus rapide et plus récente que ce qui est proposé.

Signalons que l’œuf d’*Anguilla anguilla* est riche en globules lipidiques, tandis que celui d’*A. rostrata* en est dépourvu (Fish, 1927). On peut logiquement en déduire qu’il s’agit d’une adaptation énergétique à un futur long voyage transocéanique. Chez *Anguilla japonica* de nombreuses cellules à chlorure sont présentes dans les réserves vitellines, puis dans l’épithélium corporel de la larve, traduisant une formidable adaptation à une longue vie marine (Kaneko *et al.*, 2000). S’il n’existe pas de travaux similaires chez les autres espèces d’anguilles, il est quand même permis d’imaginer que cette analyse est généralisable au genre. La fécondité est élevée (de un à dix millions d’œufs par femelle) du moins pour les espèces les mieux connues et compense une mortalité larvaire élevée (estimée être supérieure à 95%).

INTÉRÊT ÉVOLUTIF ET PHYLÉTIQUE

La place qu’occupent les leptocéphales dans les hypothèses évolutives et phylétiques est aujourd’hui très discutée. Sur la base de critères variés (forme larvaire, spermatozoïdes, ostéologie,...) un certain nombre d’auteurs divisent les téléostéens en plusieurs groupes dont les élopomorphes (Greenwood *et al.*, 1966).

Le cycle vital des anguilles est marqué par des passages dans des milieux de salinité différente et par une reproduction en eau marine profonde. Le cycle biologique des anguilles s’est élaboré par adaptations successives qui ont concerné des fonctions intrinsèques (métabolisme, phase larvaire, reproduction,...) et des caractères extrinsèques (température, profondeur, courants,...). Si l’ancêtre commun des élopomorphes vivait en eau marine profonde et s’y reproduisait (Inoue *et al.*, 2001b), une phase larvaire vivant en surface a été intégrée au cycle au cours de l’évolution. Cette phase larvaire existe chez tous les élopomorphes et a longtemps été la base du regroupement des représentants de ce groupe. Une telle larve n’a été acquise qu’une fois au

cours de l'évolution (Hulet et Robins, 1989) et représenterait l'état primitif de tous les téléostéens. En effet un des caractères commun aux leptocéphales est leur parfait équilibre ionique avec l'eau de mer à la différence des autres larves de téléostéens. La phase larvaire marine s'en trouve ainsi optimisée et sa longue durée permet en outre un lent mais parfait développement du système osmorégulateur.

Les téléostéens forment des spermatozoïdes de types variés et les élopomorphes se distinguent par un spermatozoïde dissymétrique dans sa forme et sa structure. En effet, la tête et le corps sont très allongés par rapport à la forme arrondie généralement rencontrée chez les autres téléostéens (Okamura *et al*., 2000). Il se rapproche de celui des clupéomorphes, mais cette similitude est difficilement interprétable.

Divers caractères ostéologiques ont été aussi proposés afin de résoudre la phylogénie des élopomorphes, comme les ossifications prénasales et rostrales, la fusion d'os participant à l'articulation de la mandibule, l'évolution de l'appareil locomoteur. Tous ces caractères sont contestables parce que non présents chez certains élopomorphes et ils ne permettent donc pas une analyse complète.

Des travaux récents (Filleul et Lavoué, 2001) montrent que la monophylie des élopomorphes est discutable si elle n'est fondée que sur le caractère unique qu'est la larve leptocéphale. Des recherches fondées non plus sur la morphologie mais sur une étude moléculaire (Inoue *et al*., 2001a, 2001b), montrent que les anguilliformes dériveraient d'un seul ancêtre commun. Cette étude élargie à l'ensemble des élopomorphes permettraient de clarifier la classification généralement admise depuis Greenwood *et al*. (1966). Cependant les résultats de ces études moléculaires sont cohérents avec une non-monophylie du groupe. Les élopomorphes sont polyphylétiques avec trois clades : les albuliformes et notacanthiformes, les élopiformes et enfin les anguilliformes. De plus, il apparaît que les albuliformes sont plus proches parents des eutéléostéens que des élopiformes (Filleul, 2000). Des données paléontologiques (matériel fossile et actuel) ont été confrontées à des données phylogénétiques (Belouze, 2002) mais ne concernent que des formes adultes. En effet il n'est pas possible de comparer la morphologie des leptocéphales actuels à des formes fossiles qui sont absentes des gisements riches en poissons car ce stade ontogénétique étant peu minéralisé, sa conservation est peu probable.

CONCLUSION

À travers cette revue bibliographique nous venons de montrer la particularité et les aspects caractéristiques des larves leptocéphales. Cependant, l'évolution rapide des connaissances relatives à ce type de larve ne doit pas nous faire oublier qu'il reste de nombreuses inconnues. Les stades précoces (œufs et préleptocéphales) étant rarement disponibles, l'étude complète de la vie larvaire "leptocéphalique" demeure délicate. De nouvelles recherches s'imposent donc tant sur le terrain qu'au laboratoire.

RÉFÉRENCES

ALEXANDER E.C., 1961. - A contribution to the life history, biology and geographical distribution of the bone fish, *Albula vulpes*. *Dana Rep*., 53: 1-51.

AOYAMA J., 1998. - Molecular physiology and evolution of the fresh water eels, genus *Anguilla*. 118 p. Ph.D. Univ. Tokyo.

AOYAMA J., MOCHIOKA N., OTAKE T., ISHIKAWA S., KAWAKAMI Y., CASTLE P., NISHIDA M. & K. TSUKAMOTO, 1999. - Distribution and dispersal of anguilid leptocephali in the Western Pacific Ocean revealed by molecular analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 188: 193-200.

APPELBAUM S. & R. RIEHL, 1993. - Scanning electron microscopic observations on the head morphology of seven different leptocephali belonging to six eel families (Anguilliformes). *Helgol. Meeres*., 47: 113-124.

AVISE J., HELFMAN G., SAUNDERS N. & S. HALES, 1986. - Mitochondrial DNA differenciation in North Atlantic eels: Population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 83: 4350-4354.

BAUCHOT M.-L., 1959. - Étude des larves leptocéphales du groupe *Leptocephalus lanceolatus* et identification à la famille des Serrivomeridae. *Dana Rep*., 48: 1-150.

BELOUZE A., 2002.- Compréhension morphologique et phylogénétique des taxons actuels et fossiles rapportés aux anguilliformes ("Poissons", Téléostéens). *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 158: 1-401.

BELOUZE A. & M. GAYET, 1999. - Première observation de la présence simultanée d'une ceinture pectorale complète et de nageoires pelviennes chez des Anguilliformes (Teleostei) du Crétacé du Liban. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 329: 683-688.

BERTIN L., 1951. - Les Anguilles. (2nde édition) 191 p. Paris: Payot.

BISHOP R.E. & J.J. TORRES, 2001. - Leptocephalus energetics: Assembly of the energetics equation. *Mar. Biol*., 138: 1093-1098.

BISHOP R.E., TORRES J.J. & E. GRATBEE, 2000. - Chemical composition and growth indices in leptocephalus larvae. *Mar. Biol*., 138: 1093-1098.

BLAXTER J.H.S., 1986. - Development of sense organs and behaviour of Teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc*., 115: 98-114.

BLOT J., 1969. - Les poissons fossiles du Monte Bolca : étude et recherche sur un glacier tertiaire du Monte Bolca. *Mus. Civ. Storia Nat., Verona*, 1: 3-38.

BLOT J., 1978. - Les Apodes fossiles du Monte Bolca. *Mus. Civ. Storia Nat., Verona*, 3: 3-117.

BOETIUS J., 1976. - Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata* from two Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to time to ascent. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders., N.S.* 7: 199-220.

CASTLE P.H.J., 1969. - An index and bibliography of eel larvae. Spec. Pub. No 7, 121 p. J.L.B. Smith Inst. of Ichthyol., Rhodes Univ. Grahamstown, South Africa.

CASTLE P.H.J. & G. WILLIAMSON, 1974. - On the validity of the freshwater eel species *Anguilla ancestralis* from Celebes. *Copeia*, 2: 569-570

CHARLON N. & J.M. BLANC, 1982. - Étude des civelles d'*Anguilla anguilla* dans la région de l'Adour. Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch. Hydrobiol.*, 93: 238-255.

DELAGE Y., 1886. - Sur les relations de parenté du Congre et du Leptocéphale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 103: 698-699.

D'HONDT J.L., 1999. - Vademecum du jeune zoologiste. *Oceanis*, 25: 1-190.

DJIKSTRA L.H. & D.J. JELLYMAN, 1999. - Is the subspecies classification of the freshwater eels *Anguilla australis australis* Richardson and *A. a. schmidtii* Phillips still valid? *Mar. Freshw. Res.*, 50: 261-263.

EGE W.,1939. - A revision of the genus *Anguilla* Shaw. A systematic, phylogenetic and geographical study. *Dana Rep.*, 16: 12-56.

EKMAN S., 1932. - Prinzipielles über die Wanderungen und die tiergeographische Stellung des Europäischen Aales. *Zoogeografica*, 1: 85-106.

ELIE P., LECOMTE-FINIGER R., CANTRELLE I. & N. CHARLON, 1982. - Définition des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla*. *Vie Milieu*, 32: 149-157.

FILLEUL A., 2000. - Analyse critique des Synapomorphes et des Elopomorphes et analyse phylogénétique du groupe. *Cybium*, 24: 75-84.

FILLEUL A. & S. LAVOUÉ, 2001. - Basal teleosts and the question of elopomorph monophyly. Morphological and molecular approaches. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 324: 393-399.

FISH M.P., 1927. - Contribution to the embryology of American eel. *Zoologica*, 8: 289-324.

FRANCIS-BŒUF C., 1947. - Les facteurs physicochimiques d'eaux d'estuaire et l'interprétation des tropismes au cours des migrations de l'anguille. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 915: 1-7.

GILL T., 1864. - On the affinities of several doubtful British Fishes. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 16: 199-208.

GILSON G., 1908. - L'anguille, sa reproduction, ses émigrations et son intérêt commercial en Belgique. *Ann. Soc. R. Zool. Malacol. Belg.*, 42: 7-58.

GRASSI B., 1896. - The reproduction and metamorphosis of the common eel *Anguilla vulgaris*. *Proc. R. Soc., Lond.*, 60: 260-271.

GRASSI B., 1914. - Quel che si sa e quel que non si sa intorno alla storia naturale dell'anguilla. *Mem. R. Com. Talassogr. Ital.*, 37: 1-50.

GRASSI B. & S. CALANDRUCCIO, 1897. - Riproduzione e metamorphose dei Murenoidi. *Monogr. R. Com talassogr. Ital.*, 1: 1-211.

GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & G.S. MYERS, 1966. - Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339-456.

HICKMAN R.A., 1981. - Densities and swimbladder development of juvenile American eels as related to energetics of migration. *J. Fish Biol.*, 18: 507-517.

HOURDRY J., CASSIER P., D'HONDT J.L. & M. PORCHET, 1995. - Métamorphoses animales. Transitions écologiques. 365 p. Paris: Hermann.

HULET W., 1978. - Structure and functional development of the eel Leptocephalus, *Ariosona balearicum*. *Phil. Trans. R. Soc.*, 282: 107-138.

HULET W. & R. ROBINS, 1989. - Significance of the leptocephalus larva. *In*: Fishes of the North Atlantic, Part 9, Vol. II, pp. 669-679. E. Bohlke: Sears Foundation for Marine Research.

INOUE J., MIYA M., TSUKAMOTO K. & M. NISHIDA, 2001a. - Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): Novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for Anguilliforme families. *J. Mol. Evol.*, 52: 311-320.

INOUE J., MIYA M., TSUKAMOTO K. & M. NISHIDA, 2001b. - A mitogenetic perspective on the basal teleostean phylogeny: Resolving higher-level relationships with longer DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 20: 275-285.

JESPERSEN P., 1942. - Indo-Pacific leptocephalids of the genus *Anguilla*. Systematics and biological studies. *Dana Rep.*, 4: 1-128.

KAJIHARA T., TSUKAMOTO K., OTAKE T., MOCHIOKA N., HASUMOTO H., OYA M. & O. TABETA, 1988. - Sampling leptocephali with reference to the diel vertical migration and the gears. Preliminary Report of the Hakuho Maru, pp. 26-29. Ocean Research Institute, Univ. of Tokyo.

KANEKO T., HASEGAWA S. & S. SASAI, 2000. - Chloride cells in japanese eel during their early life stages and downstream migration. *In*: Proc. Int. Symp. Advances in Eel Biology, Tokyo. pp. 95-98.

KAUP J.J., 1856. - Catalogue of Apodal fish in the collection of the British Museum, London, 163 p. London: Trustees of the British Museum.

KRACHT R. & F.W. TESCH, 1981. - Progress report on the eel expedition of R.V. "Anton Dorhn" and R.V. "Freidrich Heincke" to the Sargasso Sea 1979. *Envir. Biol. Fish*, 6: 371-375.

KRUSE C., STRELHOW B., SCHMIDT H. & P.K. MULLER, 1996. - Presence of trypsin in distinctive body segments of leptocephalus larvae of Anguilliformes. *Aquaculture*, 142: 237-244.

KUROKAWA T., KAGAWA H., OHTA H., TANAKA H., OKUZAWA K. & K. HIROSE, 1995. - Development of digestive organs and feeding ability in larvae of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 52: 1030-1036.

LECOMTE-FINIGER R., 1983. - Modifications morphologiques et énergétiques au cours de la pigmentation de la civelle transparente d'*Anguilla anguilla*. *Vie Milieu*, 33: 87-92.

LECOMTE-FINIGER R., 1992. - Growth history and age at recruitment of European glass eels as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.*, 114: 205-210.

LECOMTE-FINIGER R., 1994. - Les stades larvaires (leptocéphales et anguilles) de l'anguille européenne : migrations et métamorphose. *Année Biol.*, 33: 1-17.

LECOMTE-FINIGER R., LOYAT A. & L. YAN, 2001. - First record of *Anguilla* glass eels from an atoll of French Polynesia: Rangiroa, Tuamotu archipelago. *Atoll Res. Bull.*, 486: 1-6.

LIN Y-S., POH Y-P. & C.S. TZENG, 2001. - A phylogeny of freshwater eels inferred from motochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 20: 252-261.

LOKMAN P. M. & G. YOUNG, 2000. - Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels. N. Z. J. *Mar. Freshw. Res.*, 34: 135-145.

MANTER H.W., 1955 - The zoogeography of trematodes of marine fishes. *Expl. Parasit.*, 4: 62-86.

MARQUET G., 1996. - The freshwater eels (Anguillidae) of New Caledonia: Taxonomy and distribution. *Vie Milieu*, 46: 65-71.

MARQUET G. & R. GALZIN, 1991. - The eels of French Polynesia: Taxonomy, distribution and biomass. *La Mer*, 29: 8-17.

MARQUET G. & R. GALZIN, 1992. - Systématique, répartition et biomasse des poissons d'eau douce de Polynésie française. *Cybium*, 16: 245-259.

MAYR E., 1970. - Populations, Species and Evolution. An Abridgment of Animal Species and Evolution. 453 p. Cambridge: Belknap Press of Havard Univ. Press.

MAZZARELLI G., 1914. - Note critiche sulla biologia dell'anguilla. *Riv. Pesca Idrob*., 2: 49-59.

McCLEAVE J.D., 1993. - Physical and behavioural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *J. Fish Biol*., 43(suppl. A): 243-273.

MERRETT N.R., 1981. - First record of a notacanth leptocephalus. A benthopelagic capture in the slope waters off Ireland. *J. Fish Biol*., 18: 53-57.

MOCHIOKA N. & M. IWAMIZU, 1996. - Diet of anguilloid larvae: Leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Mar. Biol*., 125: 447-452.

MOCHIOKA N., IWAMIZU M. & T. KANDA, 1993. - Leptocephalus eel larvae will feed in aquaria. *Env. Biol. Fish*., 36: 381-384.

MONEIN-LANGLE D., 1985. - Morphologie et physiologie digestives de la civelle en phase pré-alimentaire dans les conditions naturelles et en régime thermique particulier. 143 p. Thèse 3[e] cycle, Univ. Perpignan.

MOSER H.G., 1981. - Morphological and functional aspects of marine fish larvae. *In*: Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries, pp. 90 -131. Seattle: Lasker, Washington Sea Grant Program.

OKAMURA A., ZHANG H., YAMADA Y., TANAKA S., HORIE N., MIKAWA N., UTOH T. & H.P. OKA, 2000. - Re-examination of the spermatozoal ultrastructure of the external morphology of spermatozoa in three *species*. *J. Fish Biol*., 57: 161-169.

OTAKE T., 1996. - Fine structure and function of the alimentary canal in leptocephali of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fish. Sci*., 62: 28-31.

OTAKE T., NOGAMI K. & K. MARUYAMA, 1990. - Possible food sources of eel leptocephali. *La Mer*, 28(4): 218-224.

OTAKE T., NOGAMI K. & K. MARUYAMA, 1993. - Dissolved and particulate organic matter as possible food sources for eel leptocephali. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 92: 27-34.

PADRON D., LINDLEY V. & E. PFEILER, 1996. - Changes in lipid composition during metamorphosis of Bonefish (*Albula* sp.) leptocephali. *Lipids*, 31: 513-519.

PFEILER E., 1981. - Salinity tolerance of leptocephalous larva and juvenile of the bonefish (*Albula vulpes*) from the Gulf of California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*., 52: 37-45.

PFEILER E., 1984a. - Changes in water and salt content during metamorphosis of larval Bonefish *Albula*. *Bull. Mar. Sci*, 34: 177-184.

PFEILER E., 1984b. - Glycosaminoglycan breakdown during metamorphosis of larval Bonefish *Albula*. *J. Fish Biol*, 38: 533-540.

PFEILER E., 1986. - Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephalus larvae of marine teleost fishes. *Environ. Biol. Fish*., 15: 3-13.

PFEILER E., 1989. - Sensory system and behaviour of premetamorphic and metamorphic leptocephalous larvae. *Brain Behav. Evol*., 34: 25-34.

PFEILER E., 1991. - Glycosaminoglycan composition of anguilliform and elopiform leptocephali. *J. Fish Biol*., 38: 533-540.

PFEILER E., 1996. - Energetics of metamorphosis in bonefish leptocephali: Role of keratan sulfate glycosaminoglycan. *Fish Physiol. Biochem*., 15(4): 359-362.

PFEILER E., 1997. - Effects on Ca^{++} on survival and development of metamorphising bonefish (*Albula*) leptocephali. *Mar. Biol*., 127: 571-578.

PFEILER E. & J.J. GOVONI, 1993. - Metabolic rates in early life history stages of elopomorph fishes. *Biol. Bull*., 185: 277-283.

PFEILER E., LINDLEY V.A. & J.J. ELSER, 1998. - Elemental (C, N and P) analysis of metamorphosing bonefish (*Albula* sp.) leptocephali: Relationship to catabolism of endogenous organic compounds, tissue remodeling and feeding. *Mar. Biol*., 132: 21-28.

PROKHORCHIK G.A., 1986. - Postembryonic development of European eel under experimental conditions. *Vop. Ikhtiol*., 5: 802-807.

RASQUIN P., 1955. - Observations on the metamorphosis of the bonefish *Albula vulpes*. *J. Morphol*., 97: 77-117.

SCHMIDT J., 1906. - Contribution to the life history of eel *Anguilla vulgaris*. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 5: 137-274.

SCHMIDT J., 1922. - The breeding place of the eels. *Phil. Trans. Royal Soc., Lond*., 211: 179-208.

SMITH D., 1979. - Guide to the leptocephali (Anguilliformes, and Elopiformes, Notacanthiformes). *NOAA Techn. Rep. NMFS Circular*, 424.

SMITH D., 1989. - Leptocephali. *In*: Fishes of the North Atlantic, Part 9, Vol II, (E. Bohlke ed.), pp. 657-1055. Sears Foundation for Marine Research.

STRUBBERG A., 1913. - The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders,* 4: 1-11.

TANAKA H., KAGAWA H. & H. OHTA, 2001. - Production of leptocephali of Japanese eel (*Anguilla japonica*) in captivity. *Aquaculture*, 201: 51-60.

TESCH F.W., 1977. - The Eel: Biology and Management of Anguillids Eels. 437 p. London: Chapman and Hall.

TESCH F.W., 1980. - Occurrence of eel *Anguilla anguilla* west of the continental shelf, 1971-1977. *Environ. Biol. Fish*., 5: 185-190.

TSUKAMOTO K. & J. AOYAMA, 1998. - Evolution of freshwater eels of the genus *Anguilla*: A probable scenario. *Env. Biol. Fish*., 52: 139-148.

TSUKAMOTO K. & T. ARAI, 2001. - Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 220: 265-276.

TSUKAMOTO K., NAKAI I. & F.W. TESCH, 1998. - Do all freshwater eels migrate? *Nature*, 396: 635-636.

TSUKAMOTO K., AOYAMA J. & M.J. MILLER, 2002. - Migration, speciation and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Can. J. Aquat. Sci*., 59: 1989-1998.

TUCKER D.W., 1959. - A new solution to the Atlantic eel problem. *Nature*, 183: 495-501.

TZENG W.N., SEVERIN K.P. & H. WICKSTROM, 1997. - Use of otolith microchemistry to investigate the environmental history of European eel *Anguilla anguilla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser*., 149: 73-81.

VON UBITSCH L., 1924. - Stimmen die Ergebnisse der Aalforshung mit Wegener's Kontinentalverschiebungstheorie überein ? *Naturwissenschaften*, 18: 345-348.

WESTERBERG H., 1989. - A proposal regarding the source of nutrition for leptocephalus larvae. *In*: EIFAC Working Party on Eels, Porto.

WESTERBERG H., 1990. - A proposal regarding the source of nutrition of *Leptocephalus* larvae. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 75: 863-864.

WILLIAMSON G.R., 1987. - Vertical drifting position of glass eels, *Anguilla rostrata*, off Newfoudland. *J. Fish Biol.*, 31: 587-588.

WILLIAMSON G., DEELDER C.L. & F. de GRAAF, 1993. - One-day metamorphosis of *Anguilla anguilla* leptocephali into glass eels. *Jpn. J. Ichthyol.*, 40: 282-283.

WILLIAMSON G.R., STAMMERS S., TZENG W.N., SHIAO J.C., PROKHORCHICK G. & R. LECOMTE-FINIGER, 1999. - Drifting and dreaming. Is this how baby eels cross the Atlantic Ocean? *Ocean Challenge*, 9: 40-45.

WIRTH T. & L. BERNATCHEZ, 2001. - Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature*, 409: 1037-1040.

WOOD P., PARTRIDGE J.C. & W.J. DE GRIP, 1992. - Rod visual pigment changes in the elver of the eel *Anguilla anguilla* measured by microspectrophotometry. *J. Fish Biol.*, 41: 601-611.

YAMOMOTO K. & K. YAMAUCHI, 1974. - Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium. *Nature*, 263: 412.

Reçu le 15 janvier 2002.
Accepté pour publication le 17 novembre 2003.